AMAZONIANA	VIII	1	91 – 99	Kiel, September 1983

Bodenzoologie der amazonischen Überschwemmungswälder

von

Ludwig Beck

Landessammlungen für Naturkunde, Karlsruhe

Amazonien ist eine Welt aus Wald und Wasser und am interessantesten ist sie wohl dort, wo Wald und Wasser gemeinsam einen Lebensraum formen, den Lebensraum der Überschwemmungswälder. Bedingt durch die jahreszeitlichen Pegelschwankungen wechseln sich dort im Jahreslauf eine emerse und eine submerse Phase ab, deren Wechsel diesen Lebensraum prägt. Alle Organismen müssen sich diesem Regime unterwerfen, das einen scharfen Selektionsdruck ausübt, während sonst im Bereich des tropischen Regenwaldes gerade die abiotischen Faktoren in ihrer Bedeutung für die Selektion gegenüber den biotischen Faktoren, also der Konkurrenz der Organismen untereinander im weitesten Sinne, zurücktreten.

Die Lebensbedingungen der Überschwemmungswälder werden zwar überall von dem jahreszeitlichen Wechsel zwischen Überflutung und Trockenfallen beherrscht, sind aber im einzelnen außerordentlich verschieden, wie es sich beispielsweise in Überflutungsdauer, Strömungsverhältnissen sowie Sauerstoff- und Nährstoffgehalt ausdrückt. Die grundlegende Gliederung der Überschwemmungswälder geht auf die von SIOLI herausgearbeiteten Unterschiede der sie prägenden Gewässer zurück: Sedimentreiche Weißwasserflüsse bilden in ihrem Mittel- und Unterlauf ein vielgestaltiges Relief aus, dessen höchste Zonen vom "Várzeawald" eingenommen werden. Die sedimentarmen Klar- und Schwarzwasserflüsse werden auf ihren relativ gleichmäßig zum Fluß hin abfallenden Uferstreifen vom "Igapó" begleitet.

IRMLER (1977a) hat die Zusammenhänge zwischen diesen beiden Haupttypen der Überschwemmungswälder mit ihren möglichen Differenzierungen und Übergangsformen in Stichworten so dargestellt:

0065-6755 / 1983 / 091 / © MPI für Limnologie, AG Tropenökologie, Plön; INPA, Manaus

Várzeawald, pH 5 - 7, nährstoffreich, in erster Linie zu differenzieren nach der Stärke des Weißwassereinflusses,

Igapó, pH 4 - 6, nährstoffarm, zu differenzieren nach der Strömungsgeschwindigkeit des Gewässers;

diesen beiden Überschwemmungswäldern ist ein Auwald gegenüberzustellen, der nicht jahreszeitlich, sondern mehrmals jährlich in unregelmäßigen Abständen und für unterschiedliche Dauer durch Starkregen überflutet werden kann; er stellt gleichsam einen Übergang zu den Terra firme-Wäldern her.

Die frühen bodenzoologischen Arbeiten in tropischen Regenwäldern wie die von WILLIAMS (1941) befaßten sich im wesentlichen mit der Makro- oder Insektenfauna. Systematische Aufsammlungen unter Einsatz von Berlesetrichtern oder vergleichbaren Methoden wurden erstmals von SCHALLER und SCHÖMANN in El Salvador und vor allem in Peru durchgeführt mit dem Ziel einer ersten orientierenden bodenzoologischen Übersicht über die Großlebensräume dieses Landes (SCHALLER 1960).

Die Überschwemmungswälder rückten zum erstenmal in den Mittelpunkt bodenzoologischen Interesses bei meinem Aufenthalt gemeinsam mit SCHALLER in Manaus im Jahre 1966. Auch hier war das Ziel, zunächst eine erste großräumige Übersicht über die Bodenfauna zentralamazonischer Überschwemmungswälder im Vergleich mit der Terra firme und den Randgebieten des Amazonasbeckens zu erarbeiten (BECK 1971).

Nach dem ersten Überblick wurden bald ökologische Fragestellungen angegangen und wesentlich differenzierter bearbeitet. Einige Beispiele sollen die Entwicklung der Forschung in den verschiedenen ökologischen Richtungen verdeutlichen, die sich wohl nicht zufällig einer Linie zunehmend höheren Integrationsniveaus einfügen lassen von der Autökologie einzelner Organismen bis zur Verknüpfung im Ökosystem.

Am Anfang standen Beobachtungen zur Biologie einzelner Organismen, etwa dem Verhalten von Bodentieren gegenüber der Überflutung ihres Lebensraumes. SCHALLER hat 1966 eine Beobachtung, daß Collembolen, wenn sie vom Wasser ereilt werden, dennoch zum Ufer gelangen, in Manaus experimentell überprüft. Dabei zeigte sich, daß die Collembolen der Gattung *Lepidocyrtoides* und *Mastigoceras* in einer Arena, deren Boden mit Wasser bedeckt ist, zielgerichtet senkrechte schwarze Randstreifen ansteuern, sofern diese ihnen in einem Sehwinkel von mehr als 8 - 10° erscheinen. In vertikaler Richtung liegt ihr Minimum visibile bei 14 - 15° (SCHALLER 1969). IRMLER (1973) griff diese Untersuchungen wieder auf anläßlich seiner Beobachtung, daß Cicindeliden der Art *Pentacomia egregia* zu Beginn und Ende der Überflutungsphase an den Baumstämmen umherlaufen. Seine Untersuchungen ergaben, daß *Pentacomia* das positiv phototaktische Verhalten ändert und dunkle Flächen ansteuert, sobald er auf Wasser gerät. Dabei spielt sowohl die Breite der dunklen Flächen, wie auch deren Höhe über dem Horizont eine Rolle.

Interessant ist dabei, daß trotz des hochentwickelten Sehapparates des Cicindeliden sein räumliches Auflösungsvermögen nicht wesentlich besser ist als das der Collembolen; das Minimum visibile in der Vertikalen direkt über dem Horizont ist mit 15° ebenso groß wie bei letzteren.

Collembolen und zumindest einige Käfer können sich also in Sicherheit bringen, ans Ufer oder auf Bäume ausweichen, wenn sie vom steigenden Wasser überrascht werden. Sie haben damit die Möglichkeit, die emerse Phase in ihrem Lebensraum bis zum letzten Moment auszunutzen, ein nicht unerheblicher Vorteil gegenüber anderen Bodentieren. Wie kommen nun tatsächlich die Bodentiere mit der Überflutung zurecht? Grundsätzlich sind für die terrestrische Bodenfauna zwei Möglichkeiten denkbar, die submerse Phase zu überdauern: Ausweichen oder Unter-Wasser-Aushalten. Wie weit können Bodentiere vor dem in den Überschwemmungswald vordringenden Wasser ausweichen?

Schon 1966 hatten SCHALLER und ich festgestellt, daß beispielsweise Collembolen, aber auch Grillen, Spinnen und andere Bodentiere am Ufersaum bis zu 10 mal häufiger sind als weiter landeinwärts (SCHALLER 1969). 1972 untersuchte ich das zusammen mit GÖRKE im Igapó am Tarumã und auf der Ilha de Marajozinho genauer. Mit Barberfallenserien von der Uferlinie bis 50 m landeinwärts und mit Richtungsfallen, bei denen ein senkrechter Blechstreifen land- und wasserseitige Fallen trennte, erhielten wir – kurz zusammengefaßt – folgendes Bild möglicher Wanderungsbewegungen: Viele Arten der Makrofauna, vor allem große Collembolen, Käfer, Ameisen, Grillen, Spinnen und Opilioniden weichen vor der Flut aus, ohne daß es aber zu größeren Massenwanderungen tiefer landeinwärts kommt. Es sind vielmehr Ausweichbewegungen, die zu Massenansammlungen im jeweiligen Uferbereich führen, je nach Tierart von wenigen Metern bis maximal 25 m landeinwärts. Bei sinkendem Wasser setzt eine ebenso kräftige Rückwanderung ein, die vermutlich ebenso kleinräumig ist und vor allem Jungtiere betrifft (BECK 1976).

Wenn die Tiere also keine großräumigen Massenwanderungen unternehmen, bleiben ihnen nur noch die Bäume als mögliche Refugien. ADIS hat sich 1976/77 vor allem mit der Frage der Vertikalwanderungen von Arthropoden im Igapó bei Manaus beschäftigt. Er fand teilweise beachtliche Wanderungen entlang der Baumstämme; sie betreffen jedoch zu einem großen Teil – und im Várzeawald ganz überwiegend – eine eigene arboricole Fauna. Zu dieser gehören Termiten, Psocopteren, manche Pseudoskorpione, Chilopoden, Diplopoden und vor allem die meisten der 72 gefundenen Ameisen-Arten, die fast 1/3 aller gefangenen Tiere ausmachen (ADIS 1981). Etwa 2/3 der arboricolen Fauna sind Räuber und ihre Verbindung zur eigentlichen Bodenfauna dürfte darin zu suchen sein, daß sie auf Bodentiere als Beute angewiesen sind. Besonders reiche Jagdgründe bieten sich am Fuß ihrer Bäume bei auflaufendem Wasser, wenn beispielsweise Collembolen und andere Saprophage sich im Uferbereich ansammeln und den unteren Stammbereich erklimmen oder wenn bei ablaufendem Wasser eine Massenentwicklung zahlreicher Bodentiere einsetzt. Dem entspricht, daß die Vertikalbewegungen der Ameisen an den Stämmen von September bis November und im April, also zu Beginn und am Ende der emersen Phase, am intensivsten sind.

Neben dieser arboricolen Fauna gibt es einige Arten, die die emerse Phase überwiegend am Boden, die submerse auf den Bäumen verbringen, also zur Bodenfauna gehören. Beispiel wäre der Pseudoskorpion *Tyrannochthonius amazonicus*. ADIS (1981) nimmt an, daß sich diese Art während der emersen Phase am Boden vom Ei über ein kurzes Proto- und Deutonymphenstadium zur Tritonymphe entwickelt, die ein Dauer- und Wanderstadium dieser Art darstellt, das die submerse Phase auf den Bäumen überdauert. Die Unterscheidung in eine arboricole und eine terricole Fauna sollte im übrigen nicht überdecken, daß die verschiedenen Strata des Lebensraumes Überschwemmungswald ein Kontinuum bilden, in dem sich zahlreiche Arten hin- und herbewegen können und – wie das Beispiel anderer Pseudoskorpione zeigt – mal der einen und mal der anderen Gruppe zugerechnet werden müßten.

So ist auch die eigentliche Bodenfauna durchaus im unteren Stammbereich zu finden, was wir auch bei einheimischen Kugelspringern unter den Collembolen – Hauptbeute unserer einheimischen Pseudoskorpione – zur Winterszeit beobachten können. In den höher angebrachten Baumfotoeklektoren treten solche Tiere aber kaum mehr in Erscheinung.

Dennoch stellt für einen Teil der eigentlichen Bodenfauna, vor allem für die Meso- und Mikrofauna, die Baumschicht kein Refugium in größerem Umfang dar. Dies zeigen die Untersuchungen von ADIS, der keine umfangreicheren Vertikalwanderungen von kleinen Bodentieren fand ebenso wie unsere eigenen, die keine großräumigen Horizontalwanderungen ergaben. Die Bodenfauna (sensu strictu), insbesondere die Mikrofauna, ist also ganz überwiegend auf ihren Lebensraum beschränkt und wird überflutet.

Im Regelfall wird diese Überflutung im Eistadium überdauert; die Entwicklung vom Ei bis zum fortpflanzungsreifen Adultus läuft während der emersen Phase ab und dauert maximal 6 - 7 Monate für eine Generation; bei kürzerer Entwicklungszeit können mehrere Generationen in einer emersen Phase aufeinanderfolgen.

Wir Bodenzoologen verstehen unter Bodenfauna weitgehend terrestrisch lebende Tiere, und ich habe bisher nur von der terrestrischen Bodenfauna gesprochen. In einem Übergangslebensraum zwischen dem terrestrischen und limnischen Bereich aber, wie ihn die Überschwemmungswälder darstellen, hat man damit nur die eine Hälfte des Phänomens erfaßt. Denn zunächst sollte man davon ausgehen, daß die aquatische Bodenfauna – in der limnologischen Terminologie Benthos genannt – eine gleich wichtige Rolle spielt. Dank der Untersuchungen von IRMLER, die er 1971 in Manaus begann, wissen wir eine ganze Menge über diesen Bereich.

In dem Maße, wie sich die terrestrische Bodenfauna zumindest mit ihren aktiven Stadien aus der Zoozönose des Überschwemmungswaldes zurückzieht, übernimmt eine ebenfalls reich differenzierte aquatische Fauna deren Stelle, vor allem Muscheln, Schnecken, Oligochaeten der Familie Naididae, decapode Krebse und zwar Garnelen und Krabben sowie Insektenlarven, unter ihnen vor allem Chironomiden, Ephemeriden und Libellen (IRMLER 1975). Für die aquatische Fauna erlangen Faktoren Bedeutung, die eine deutlich verschiedene Fauna in Várzeawald und Igapó erwarten lassen: Sedimentationsrate und Sauerstoffgehalt, beide zu einem erheblichen Teil abhängig von der Strömungsgeschwindigkeit der Flüsse und Bäche.

Die Wirkung der Sedimentablagerung verdeutlicht ein Versuch von IRMLER zur Substratbesiedlung durch die Eintagsfliege *Brasilocaenis irmleri*: Befreit man eine Streuprobe aus der Várzea von ihrem Sediment, dann treten binnen 2 - 3 Wochen die Larven auf, die bei Sedimentbedeckung praktisch ausbleiben. Im Igapó spielt die Sauerstoffzehrung in den tieferen Zonen eine wesentliche Rolle, da die Strömungsgeschwindigkeit durch Rückstau des Wassers stark vermindert wird. Dementsprechend ist meist nur der oberflächennahe Uferbereich besiedelt. Das bedeutet, daß die Tiere mit dem steigenden Wasser mitwandern müssen, wie es sich für die Garnelen der Gattung *Eurhynchus* nachweisen läßt (IRMLER 1981).

Was zeichnet nun die Bodenfauna der Überschwemmungswälder gegenüber derjenigen der umgebenden Biotope aus? Welches sind die spezifischen Anpassungen?

Betrachten wir die terrestrische Seite, dann können wir bespielsweise für die Oribatidenfauna feststellen, daß von den bisher etwa 75 in zentralamazonischen Überschwemmungswäldern gefundenen Arten nur 4 ausschließlich dort auftraten und von diesen muß man eine Art dem limnischen Bereich zurechnen. Die Überflutungsresistenz ist, soweit untersucht, bei den Überschwemmungswaldarten keineswegs höher als bei Terra firme-Arten und tatsächlich geht auch bei Überflutung die Artenzahl in den Überschwemmungswäldern sehr rasch zurück. Bei Trockenfallen steigen umgekehrt Arten- und Individuenzahlen sprunghaft an, wobei man in den ersten Wochen ganz überwiegend Jungtiere findet (BECK 1972). Es handelt sich also bei den Oribatiden der Überschwemmungswälder um Arten, die die Überflutung im Eistadium überdauern, wobei die Überflutungsresistenz dieser Eier keine Anpassung an diese besonderen Bedingungen im Überschwemmungswald zu werten ist; sie ist bei Oribatiden und anderen Bodentieren weit verbreitet. Die Auswahl aus der sehr viel größeren Anzahl der Terra firme-Arten muß daher zusätzlich auf einem anderen Kriterium beruhen und dieses ist m. E. die Abstimmung der Dauer des Entwicklungszyklus mit dem Wechsel von emerser und submerser Phase. Überflutungsresistenz und Einpassen des Populationsrhythmus in den Phasenwechsel sehe ich als Präadaptationen an, die das Vordringen in diesen Extrembiotop Überschwemmungswald ermöglichen. Dies dürfte auch für die meisten Arten aus anderen Tiergruppen zutreffen.

Die Bodentiere der Überschwemmungswälder – auch aus dem limnischen Bereich, sind überwiegend r-Strategen, die zu rascher Massenvermehrung fähig sind bei Eintritt der für sie jeweils ungünstigen Phase. So ähnlich vielfach die Überlebensstrategien bei der aquatischen und terrestrischen Fauna sind, so sind doch die Schwerpunkte in Abhängigkeit von den jeweiligen Milieueigenschaften verschieden: Bei der terrestrischen Bodenfauna überwiegt das Überdauern der submersen Phase im Eistadium (Beispiel Oribatiden, Collembolen und viele Arten der Makrofauna); bei der aquatischen Bodenfauna ist das Überdauern adulter Tiere häufiger (Muscheln, Schnecken, Krebse).

Wie wir gesehen haben sind kleinräumige Wanderungen vor dem Wasser bei vielen terrestrischen Bodentieren bekannt, die dann letztlich doch im Eistadium überdauern müssen. Der Sonderfall des Ausweichens auf die Bäume trifft für einige echte Bodentiere zu, etwa unter den Pseudoskorpionen; auch viele Collembolen dürften sich zunächst in den unteren Stammbereich flüchten, wo sie eine wichtige Nahrungsquelle für arboricole Räuber darstellen. Ähnlich kleinräumige Wanderungen beschreibt IRMLER (1975) für Naididen und Ephemeriden unter der aquatischen Bodenfauna; auch passives Verdriften spielt dabei eine Rolle. Dem Ausweichen auf die Bäume entspricht bei der aquatischen Fauna das Sichzurückziehen in die tieferen Zonen des überfluteten Waldes bzw. in die Bereiche, die nicht mehr mit Wald bestanden sind.

Weiträumige Wanderungen dürften einigen Arten und Gruppen der terrestrischen Fauna vorbehalten sein wie großen Staphiliniden und Carabiden, obwohl auch die Garnelen während der submersen Phase im Überschwemmungswald wahrscheinlich größere Strekken zurücklegen können.

Es gibt aber auch einige Arten, die sich im Überschwemmungswald behaupten, ohne zeitweise auszuwandern oder unter Hinterlassung von Eiern oder anderen inaktiven Stadien wie Gemmulae bei den Schwämmen katastrophenartig aus der Zoozönose ausscheiden. Es sind dies amphibische Arten oder solche, die als Übergangsformen zu amphibischer Lebensweise anzusehen sind. Nach IRMLER (1981) gibt es solche Anpassungen außerhalb der Bodenfauna durchaus nicht selten; er erwähnt Faultier, Hoazin, Moschusente, Leguan und

Wasseranolis; die in Baumfallen gefundenen Reptilien und Amphibien, vor allem *Hyla*-Arten darf man ebenfalls dazurechnen. Die Untersuchungen von HÖDL und SCHALLER (1978) lassen beispielsweise bei den Anuren ein ganzes Spektrum von Anpassungsmöglichkeiten auch an die Besonderheiten des Überschwemmungswaldes erkennen.

Unter der Bodenfauna ist als erster Schritt einer amphibischen Lebensweise das Überdauern von Adulttieren während der ungünstigen Phase im Biotop anzusehen. Wie bereits erwähnt, ist dies bei der aquatischen Bodenfauna durchaus nicht selten; als Beispiel sei die Muschelgattung *Eupera* genannt (IRMLER 1977b). Bei der terrestrischen Bodenfauna ist eines der wenigen Beispiele die Oribatide *Rostrozetes foveolatus* (BECK 1972). Daß es sich sowohl bei der Muschel wie bei der Milbe lediglich um ein Überdauern handelt und die physiologische Anpassung recht mäßig ist, zeigt die Tatsache, daß sowohl bei *Eupera* wie bei *Rostrozetes* die Siedlungsdichte gegen Ende der jeweils ungünstigen Phase auf 1/10 der Ausgangspopulationsstärke absinkt. Bei *Eupera* bedarf es sogar zweier Generationen während der submersen Phase, um eine genügend große Ausgangspopulation vor dem Trockenfallen zu erreichen. Bei *Rostrozetes* ist Parthenogenese die Voraussetzung eines Neuaufbaus der Population, da die Siedlungsdichte gegen Ende der submersen Phase nicht mehr ausreichen dürfte, um die bei Oribatiden übliche indirekte Samenübertragung mittels ungezielt abgesetzter Spermatophoren zu ermöglichen.

Am weitesten scheint mir die Anpassung in Richtung Beherrschung der Lebensbedingungen in beiden Phasen bei der Schnecke *Pomacea lineata* und der Krabbe *Trichodactylus* gediehen, die IRMLER (1981) untersucht hat. Bei der zu den prosobranchen Ampullarien gehörenden Schnecke ist die Mantelhöhle geteilt in eine rechte Kiemenhöhle und einen linken Lungensack; damit dürfte sie das eine Hauptproblem amphibischer Lebensweise – neben der Exkretion und der damit zusammenhängenden Osmoregulation – nämlich den Wechsel in der Atmung von gelöstem und atmosphärischem Sauerstoff gelöst haben; aber die Überlebensrate von wenig über 10 % während der Aestivation zeigt auch hier, daß keine besonders perfekte Anpassung vorliegen kann und in Zusammenhang damit ist dann die hohe Eizahl dieser Schnecke zu sehen, die für einen r-Strategen typisch ist.

Nur die Krabbe *Trichodactylus* hat ihre amphibischen Fähigkeiten soweit vervollkommnet – der Krebsbauplan läßt dies offenbar zu, wie das Beispiel der Asseln zeigt, – daß sie durch zusätzliche Brutpflege zu einem gut angepaßten K-Strategen werden konnte. Brutpflege in Verbindung mit Wanderungsbewegungen scheinen die Voraussetzung für die Bodenfauna, sich auch mit niedriger Nachkommenzahl in diesem Lebensraum behaupten zu können.

Der offensichtlich Mangel an echten oder vollständigen Anpassungen dürfte seine Ursache in der jungen und wechselhaften Geschichte des Lebensraumes der Überschwemmungswälder haben, wenngleich IRMLER (1981) meint, daß im Bereich physiologischer Mechanismen wie Diapause oder Anpassung der Populationsabläufe mit Hilfe von Zeitgebern (Temperatur ?) möglicherweise mehr echte Anpassungen vorliegen als wir bisher kennen. Tatsache aber ist, daß zumindest im Bereich der terrestrischen Bodenfauna viele, wenn nicht die meisten Arten als allochthon anzusehen sind.

Im Gegensatz dazu weisen die Auwälder, die HANAGARTH (1979) am Pachitea im Einzugsgebiet des Ucayali in Peru untersuchte, eine autochthone Carabidenfauna auf und auch bei anderen Bodentiergruppen ist das zu vermuten. Solche Auwälder sind in Zentral-

amazonien am Oberlauf der Flüsse und Bäche zu finden, unser "Palmetum" (BECK 1971) in der Reserva Ducke gehört zumindest in die Nähe solcher Formationen. In diesen Auwäldern liegen aber – wie eingangs erwähnt – ganz andere Bedingungen des Wasserregimes vor, da die Überschwemmungen nur Stunden bis wenige Tage dauern. Für Oribatiden ergeben sich daraus keine Überlebensprobleme und so ist das "Palmetum" auch durch eine eigene, der Terra firme-Fauna verwandte Oribatidenzönose ausgezeichnet.

Man weiß also durchaus schon einiges über die Bodenfauna der Überschwemmungswälder Amazoniens. Erfreulich ist, daß von deutscher Seite auch derzeit aktiv in diesem Lebensraum weitergearbeitet wird durch Herrn ADIS; daß sich dies lohnt, dürfte ebenso klar geworden sein, denn mit den bisherigen Arbeiten sind eigentlich gerade erst die Grundlagen geschaffen worden, zielgerichtet und gründlicher, als es in der Pionierphase möglich war, Fragen nach der morphologischen und physiologischen Anpassung oder solche im Bereich der Populationsdynamik anzugehen.

Ich habe nicht erwähnt, daß IRMLER (1975), IRMLER und FURCH (1979) auch erhebliche Vorarbeiten zum Verständnis der Leistung insbesondere der aquatischen Bodenfauna getätigt haben, die schon die ökosystemaren Verknüpfungen in Stoff- und Energieflüssen dieses Lebensraumes erkennen lassen. Doch auch hier sind wir noch weit entfernt von einem schlüssigen Bild und auch weit hinter dem Kenntnisstand der Limnologen über die Gewässer Amazoniens zurück.

Ein weites, unbestelltes Feld erschließt auch die Frage nach der Herkunft der Bodenfauna des Überschwemmungswaldes, ihrer Beziehungen zur Fauna der sie umgebenden stabileren terrestrischen und aquatischen Lebensräume, eine Frage, für deren Bearbeitung eine exakte Taxonomie Grundvoraussetzung ist, wie sie leider nur bei wenigen Tiergruppen, etwa bei amazonischen Collembolen seit vielen Jahren von HÜTHER praktiziert wird, wie sie derzeit WOAS bei den Oribatiden vornimmt, einer Tiergruppe, deren System besonders im Argen liegt, und wie sie bei den wesentlich besser durchgearbeiteten Käfern von ADIS, IRMLER und nun auch FRIEBE gehandhabt wird.

Zusammenfassung

Die vorliegende Niederschrift eines Vortrags berichtet über die bodenzoologische Forschung in den amazonischen Überschwemmungswäldern, die Mitte der 60er Jahre von SCHALLER mit ökophysiologischen Fragestellungen nach der Orientierung einzelner Arten im Grenzbereich Land-Wasser begonnen wurde. BECK und IRMLER befaßten sich hauptsächlich mit dem Massenwechsel der Überschwemmungswald-Arten und dessen Anpassung an die besonderen Bedingungen des Lebensraumes, insbesondere auch mit der Frage nach dem Überdauern terrestrischer Organismen während der submersen Phase. Hierbei spielen Ausweichbewegungen vor dem steigenden Wasser sowohl am Boden, wie auch – nach den Untersuchungen von ADIS – entlang der Baumstämme bis hinauf in den Kronenraum eine wichtige Rolle, wenngleich viele kleine Bodentiere überflutet werden.

IRMLER (1981) faßt die bisherigen Kenntnisse der Überlebensstrategien von Überschwemmungswald-Arten in einer Übersicht zusammen; seine Arbeiten zu Ernährung und Stoffumsatz einzelner Arten und Tiergruppen stellen darüber hinaus einen ersten Beitrag zur Erfassung ökosystemarer Zusammenhänge dar. HANAGARTHs umfangreiche Studien der Carabidenfauna am Pachitea in Peru erweitern den Lebensraumaspekt in einen Übergangsbiotop zur Terra firme, den Auwald. Abschließend wird festgestellt, daß gründliche taxonomische Forschung als Voraussetzung zu weiterer ökologischer Arbeit zwar bei einigen Tiergruppen, aber insgesamt viel zu wenig, betrieben wird.

Summary

The present paper, originally presented orally, desribes research initiated by SCHALLER on the soil fauna of Amazonian inundation forests, including ecophysiological questions concerning the spatial distribution of particular species of land-water boundaries. BECK and IRMLER dealt mainly with the population dynamics of inundation forest species and their adaptation to the particular conditions of the environment, especially in relation to the survival of terrestrial organisms during periods of inundation. Movement on the ground to avoid rising water levels, as well as movement up tree trunks to the canopy (ADIS) plays an important role, although nevertheless much of the small soil fauna is inundated.

In a review IRMLER (1981) summarizes the present knowledge of the survival strategies of the individual forest species; furthermore his work on the nutrition and metabolism of particular species and groups of animals represents a prime contribution about considerations of ecosystem interactions. HANAGARTH's extensive studies on the carabid fauna of Rio Pachitea, Peru, broaden the environmental aspects within the inundation forest, a transitional biotope towards terra firme.

Finally it is emphasized that although for certain groups of animals, thorough taxonomic research is practised as a basis for further ecological work, in general this is too rarely the case.

Resumo

A presente versão escrita de uma palestra relata a pesquisa edafo-zoológica nas florestas inundáveis da Amazônia, iniciada por SCHALLER, em meados da década dos sessenta, com estudos sobre problemas eco-fisiológicos da orientação de algumas espécies escolhidas na zona limítrofe entre terra e água. BECK e IRMLER ocuparam-se principalmente com as migrações em massa das espécies da floresta de inundação, e com a adaptação destas mesmas às condições peculiares do habitat, mui especialmente com a questão da sobrevivência de organismos terrestres durante a fase submersa. Nesta situação deslocamentos de refúgio diante da subida da água tem um papel importante, isto é segundo as pesquisas feitas por ADIS migrações no chão da floresta como também migracões verticais, ao longo dos troncos até a copa das ároores; apesar disso é que muitos pequenos animais de solo ficam submersas.

IRMLER (1981) numa revisão sintetiza os conhecimentos atuais das estratégias de sobrevivência de espécies de animais das florestas alagáveis; os trabalhos dele sobre a alimentação e o metabolismo de alguns grupos e espécies de animais representam, além disso, uma primeira contribuição à compreensão de interdependências no ecossistema. Os estudos volumosos de HANAGARTH sobre a fauna de carabídeos na região do Rio Pachitea, no Peru, ampliam o aspecto do habitat a um biótopo de transição à terra firme: a floresta de galeria ("Auwald").

Finalmente constata-se que pesquisas taxonômicas intensivas, pressupostas para posteriores trabalhos ecológicos, são, de fato, efeituadas em alguns grupos animais, permane cendo porém, bastante deficientes.

Literatur

ADIS, J. (1981): Comparative ecological Studies of the terrestrial arthropod fauna in Central Amazonian Inundation-Forests.- Amazoniana 7: 87 - 173.

BECK, L. (1971): Bodenzoologische Gliederung und Charakterisierung des amazonischen Regenwaldes.- Amazoniana 3: 69 - 132.

BECK, L. (1972): Der Einfluß der jahresperiodischen Überflutungen auf den Massenwechsel der Bodenarthropoden im zentral-amazonischen Regenwaldgebiet.- Pedobiologia 12: 133 - 148.

BECK, L. (1976): Zum Massenwechsel der Makro-Arthropodenfauna des Bodens in Überschwemmungswäldern des zentralen Amazonasgebietes.- Amazoniana 6: 1 - 20.

HANAGARTH, W. (1979): Vergleichend-ökologische Untersuchungen an epigäischen Arthropoden aus Naturbiotopen und Kulturland im tropischen Regenwald Perus.- Diss. Hamburg, 236 S.

HÖDL, W. und F. SCHALLER (1978): Zur akustischen Einnischung neotropischer Anurenarten.- Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1978: 181.

IRMLER, U. (1973): Population-dynamic and physiological Adaptation of *Pentacomia egregia* CHAUD (Col., Cicindelidae) to the Amazonian Inundation Forest.- Amazoniana 4: 219 - 227.

IRMLER, U. (1975): Ecological Studies of the Aquatic Soil Invertebrates in three Inundation Forests of Central Amazonia.- Amazoniana 5: 337 - 409.

IRMLER, U. (1977a): Inundation-forest types in the vicinity of Manaus.- In: MÜLLER, P. (Hrsg.): Ecosystem Research in South America. Biogeographica 8: 17 - 29; The Hague.

IRMLER, U. (1977b): Anpassung von *Eupera simoni* JOUSSEAUME (Bivalvia, Sphaeriidae) an den zentralamazonischen Überschwemmungswald.- Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1976: 225.

IRMLER, U. (1981): Überlebensstrategien von Tieren im saisonal überfluteten amazonischen Überschwemmungswald.- Zool. Anz. 206: 26 - 38.

IRMLER, U. and K. FURCH (1979): Production, energy and nutrient turnover of the cockroach *Epilampra irmleri* Rocha e Silva & Aguiar in a Central-Amazonian inundation forest.- Amazoniana 6: 497 - 520.

SCHALLER, F. (1960): Die tropische Bodenfauna und ihre produktionsbiologische Bedeutung.- Hochschulber. TH Braunschweig 1960: 1 - 7.

SCHALLER, F. (1961): Die Tierwelt tropischer Böden.- Umschau 61: 97 - 100.

SCHALLER, F. (1969): Zur Frage des Formensehens bei Collembolen.- Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1968: 368 - 375.

WILLIAMS, E. C., Jr. (1941): An Ecological Study of the Floor Fauna of the Panama Rain Forest.- Bull. Chicago Acad. Sci. 6: 63 - 124.

Anschrift des Autors:

Prof. Dr. Ludwig Beck
Landessammlungen für Naturkunde
Erbprinzenstraße 13
Postfach 4045
D - 7500 Karlsruhe 1
BR Deutschland

Zum Druck angenommen im Juni 1983